download unter www.zobodat.at

Ueber die im Laufe des Quartärs in Mittel- und Süddeutschland erloschenen Mollusken.

Von David Geyer in Stuttgart.

1. Die fossilführenden quartären Ablagerungen.

Noch vor Abschluß seines großen Werkes über die „Land- und Süßwasser-Conchylien der Vorwelt" erhielt F. Sandberger von Dr. K. Th. Liebe in Gera in einem vom 7. März 1875 datierten Brief die Mitteilung von der Entdeckung einer Ablagerung, die neben den Resten des Höhlenbären auch den Zonites verticillus Fér. enthielt. Sandberger nahm an, die Entdeckung sei bei Gera[1] gemacht worden, und Weiß[2] gab diesen Irrtum weiter. Tatsächlich aber stammte die von den einheimischen rezenten Mollusken in augenfälliger Weise abweichende Schnecke vom Gamsenberg bei Oppurg unweit Neustadt a. O., wo sie Liebe schon 1850 gefunden hatte[3]. Inzwischen war der Zonites von den **Kalktuffen** von Weimar, Burgtonna bei Gotha und Paschwitz bei Canth in Schlesien bekannt geworden, und die Geologen waren darin einig, in den Resten der erloschenen, d. h. ausgewanderten oder ausgestorbenen Tiere Zeugen für die Entstehung solcher Kalktuffe während der Diluvialperiode zu erblicken. Ähnliche Kalktufflager mit einer größeren oder geringeren Anzahl lokal ausgestorbener Schnecken wurden im Laufe der Jahre in Thüringen und im nördlichen Harzvorlande noch weitere ausgebeutet, und Wüst konnte zuletzt aus den reichsten und berühmtesten Lagern von Weimar-Taubach-Ehringsdorf einen Conchylienbestand von 122 Arten zusammenstellen[4].

[1] a. a. O. S. 914.

[2] Zeitschrift Deutsch. Geol. Ges. 48. Bd. 1896, S. 173.

[3] 16./17. Jahresber. Fr. Naturw. Gera 1873/74, S. 36.

[4] Zeitschr. f. Naturw., Bd. 82, 1910, S. 161—252.

download unter www.zobodat.at

Neben den Kalktufflagern sind es dann besonders die **Flußschotter** — quartäre Flußterrassen, die mitunter eine Menge von Schalenresten einschließer, und es ist als ein besonders günstiger Umstand zu begrüßen, daß die Ablagerungen der Saale, Ilm und Unstrut in den letzten Jahren untersucht worden sind, so daß wir aus ihren Einschlüssen, zusammen mit jenen der Kalktuffe eine Rekonstruktion der diluvialen Molluskenfauna Thüringens wagen können.

In Süddeutschland lenkten zuerst die Absätze der Sauerwasserquellen von Cannstatt bei Stuttgart mit ihrem reichen Fossilinhalt die Aufmerksamkeit auf die Sedimente der jüngsten geologischen Periode. Sie galten lange Zeit hindurch als einzigartige Bildung in Schwaben, bis es vor wenigen Jahren dem Verfasser gelang, auf hohenzollerschem Boden bei Diessen und Dettingen am oberen Neckar eine Schneckenfauna von ähnlicher Zusammensetzung wie die von Weimar und Cannstatt aufzufinden.

Die Verbindung zwischen den schwäbischen und thüringischen Kalktuffen stellen diejenigen von Oberzaunsbach und Streitberg in der Fränkischen Alb — Fränkischen Schweiz — im nördlichen Bayern dar.

Nicht minder berühmt als die Cannstatter Kalktuffe sind die Schotter des Nekars von Mauer bei Heidelberg, des Rheins von Hangenbieten bei Straßburg i. E. und des Mains von Biebrich, Mosbach und Schierstein bei Wiesbaden geworden. Sie erlauben auch in Süddeutschland eine Rekonstruktion der diluvialen Molluskenfauna.

In der Umgebung der süddeutschen Flüsse tritt zum Kalktuff und Flußschotter in ausgiebiger Weise noch der **Löß**. Seine Fossilien aber vermögen sich nach Zahl und Bedeutung nicht mit jenen der Absätze aus dem Wassser zu messen. Auch die **Torflager**, meist jünger als der Kalktuff, ändern durch ihre Einschlüsse das faunistische Bild zu nicht, welches die Sedimente des Wassers zu zeichnen gestatten.

Wenn die Kalktuffe als Quellabsätze in primärer Lagerung sich befinden, schließen sie eine Lokalfauna ein, die in ihrer ursprünglichen Einheitlichkeit nirgends gestört wurde. Kleine lokale Verschwemmungen, durch welche die Schnecken-

download unter www.zobodat.at

schalen nesterweise angehäuft werden, vermochten nicht, die natürliche Harmonie zu stören, einzelne Glieder der Fauna zu entführen und faunenfremde Bestandteile hereinzutragen. Sie geben uns ein Bild der Quell- und hygrophilen, kalkliebenden Mulm-, Busch- und Waldfauna. Im Zusammentreffen der für das Molluskenleben günstigen Momente der Feuchtigkeit, des üppigen Pflanzenwuchses, des modernden Laubes und Mulmes, des Steingetrümmers und des Kalkes ist der Art- und Individuenreichtum des Schneckenlagers begründet. In den Bachtuffen und in den mehr oder minder verschwemmten Taltuffen („Auetravertinen") gesellen sich zu den Quell-, Mulm-, Busch- und Waldschnecken noch die Bewohner der Wiese (Helix hispida, Pupa muscorum, pygmaea usw.), des langsamfließenden Wassers (kleine Limnaeen, Planorben) und des Wasserrandes (Helix arbustorum, Succineen, Zonitoides nitida); aber es ist auch hier der natürliche Zusammenhang nur insofern gestört, als die Schnecken je nach ihrer Größe und Schwere eine einseitige Anhäufung erfahren haben.

In ähnlicher Weise schließen der Torf und der äolische Löß eine autochthone Lokalfauna ein. Die Einseitigkeit der Standortsbedingen führte aber zu einer einseitigen Auslese, die sich in der Artenarmut zu erkennen gibt. Im Torfgelände wirken Kalk- und Sauerstoffarmut hemmend ein; auf der Lößwiese hindert der Mangel an Wasser und an schattenspendenden Deckpflanzen die Auslösung der im kalkreichen Boden gebundenen Kräfte.

Die Schotter- und Sandlager sind bei ihrer Flächenausdehnung und ihrer oft erstaunlichen Mächtigkeit arm an Molluskenresten, und der Erhaltungszustand derselben erschwert und vereitelt sehr oft ihre Ausbeutung und wissenschaftliche Bearbeitung. Sie enthalten in erster Linie echte Flußbewohner (Schnecken und Muscheln). Weil diese aber zusammen mit dem Geröll transportiert wurden, haben sie Schaden genommen und gelangen häufig in defektem Zustand in unsere Hände. Besser erging es den Landschnecken, die bei Hochwasser, zumeist in leeren Schalen, auf dem Rücken des Wassers getragen und an der Überflutungsgrenze abgelagert wurden. Je ausgedehnter eine Überschwemmung ist, um so mehr Schneckenschalen wird sie aufheben und zusammenführen,

download unter www.zobodat.at

um so weiter wird sie dieselben über sie Talrinne hinaustragen, um sie an der Wassergrenze beim Eintritt der rückläufigen Bewegung abzusetzen; um so seltener wird dann der Fall eintreten, daß die Schalen von nachrückenden Sedimenten bedeckt, vor der Zerstörung durch die Atmosphärilien bewahrt und für die Zukunft konserviert werden. Nur verhältnismäßig kleine Überschwemmungen legen ihr Genistmaterial auf älteren Schottern nieder, daß sie von den jüngeren bedeckt werden können. Die Schotter enthalten darum aus der Landschneckenfauna zumeist nur die Talbewohner, und wenn der Flußlauf viele Kurven bildet, die zur Ablagerung des Gerölles und Genistes nötigen, dann entstammen auch diese nur einem kurzen Talstück. Es ist darum verständlich, wenn Flußabsätze wenig Landmollusken enthalten; auf keinen Fall schließen sie die Vertreter der gesamten Fauna des Einzugsgebietes ein. Kann auf diese Weise gewöhnlich nur ein kleiner Bruchteil der Fauna zur Konservierung kommen, so sind außerdem seine natürlichen Zusammenhänge gestört, da das Material nicht nach den biologischen Gesetzen, denen es seine Zusammensetzung und sein eigentümliches Gepräge verdankt, sondern nach mechanischen Gesetzen, nach Größe und Schwere geordnet wieder abgesetzt und dabei zerstreut wird.

Die Lücken, die in den Conchylienbeständen eines Schotterlagers dadurch entstehen, daß die Mollusken aus den vom Hochwasser nicht überfluteten, höher gelegenen Terrassen des Einzugsgebietes nicht oder nur spärlich in die Sedimente mit eingeschlossen werden, werden durch den Löß einigermaßen ausgeglichen, der die Schnecken des trockenen Flachlandes enthält, und, wie wir oben schon gezeigt haben, fügen die Kalktufflager die Fauna der Quellregionen, der Talanfänge, der Gebirgsschluchten und Wälder hinzu. Trotzdem gelingt es uns nicht, die Quartärfauna in ihrem ganzen Umfang aus den vorhandenen Aufschlüssen im Kalktuff, Flußschotter, Torf und Löß aufzusammeln. Die Schnecken der Gebirgsrücken und insbesondere die ganze Felsenfauna, die im Kalkgebiet einen nicht unbeträchtlichen Teil der Gesamtfauna ausmacht, ist unseren Nachforschungen entzogen, weil sie nicht in die Ablagerung gelangen konnte. Wenn ohne Übertreibung gesagt werden darf, daß wir den weitaus größten Teil der toten Diluvialfauna aufsammeln können, so müssen wir andererseits auch zugeben, daß sie als Ganzes, nament-

download unter www.zobodat.at

lich im Hinblick auf ihre Verteilung über die differenzierten Gebiete und nach dem Anteil der einzelnen ökologischen Gruppen an der Gesamtfauna uns noch nicht bekannt ist. Nur bei Berücksichtigung dieser Tatsache ist es begreiflich, daß immer wieder im Kalktuff und in den Schottern ein vereinzelter Fund gemacht wird, der ein Novum unter dem bisher Bekannten darstellt und sich nirgends einreihen lassen will. Es ist eben doch möglich, daß einzelne Exemplare auch von fernen Punkten her, von einer Hochfläche oder einer Felskante in einen Quellsumpf oder in eine Talrinne gelangen und im Kalktuff oder im Flußsand eingeschlossen werden konnten, Fremdlinge unter alltäglichen Erscheinungen.

Wie in der Gegenwart, so zeigt sich auch durch das ganze Quartär hindurch eine weitgehende Übereinstimmung zwischen der süd- und mitteldeutschen Fauna, die der Gleichartigkeit im geologischen Aufbau des Geländes, seiner Höhenlage, seiner orographischen Ausgestaltung, seiner Bewässerung und Vegetation und seinem Klima entspricht. Die Landmollusken, die Gebirgs- und Waldländer bevorzugend, gelangen zu gleichmäßiger Entfaltung. Für die Wassermollusken ist in der Zone des starken Gefälls wenig Raum; ihnen ist die Ebene vorbehalten. Im Süden und im Norden drangen die diluvialen Gletscher weit in das Gebiet ein. Von der Vereisung wurden jedoch die schwäbischen und fränkischen Kalktuffreviere nicht betroffen, und bei den Schottern im Neckar- und Rheingebiet kann es sich nur um Anhäufungen durch die eiszeitlichen Schmelzwässer handeln, die, soweit sie Landmollusken einschließen, als die Absätze großer Frühjahrsfluten anzusehen sind. In Thüringen liegen die Verhältnisse insofern anders, als dort die Vereisung sich geltend machte. Die Entstehung der Kalktuffe muß also, wenn sie diluvial sind, in die eisfreien, wärmeren Perioden fallen, und bezüglich der Schotter können dort Ablagerungen der Eis- und Interglazialzeiten unterschieden werden.

Wenn wir die süd- und mitteldeutsche diluviale (pleistozäne) Molluskenfauna, so wie es nach dem Fossilinhalt der Aufschlüsse möglich ist, zusammenstellen, und mit der heutigen (rezenten) vergleichen, zeigt es sich, daß im Laufe des Quartärs Verschiebungen innerhalb der Fauna vor sich gegangen sind. Wir treffen manche der fossil aufgefundenen Arten nicht mehr lebend in der Umgebung des einstigen Standortes, und andererseits gelingt

download unter www.zobodat.at

es nicht, bestimmte Schnecken, die sich heute durch einen Individuenreichtum auffällig machen, auch fossil aufzufinden Es ist also alten Bürgern der Fauna die Weiterexistenz unmöglich gemacht worden; dafür haben fremde Zuzügler zu den Alteingesessenen sich gesellt Uns soll nur das Erlöschen beschäftigen. Es hat nicht überall denselben Umfang erreicht. Nach Berechnungen, die der Verfasser in seinem Untersuchungsgebiet angestellt hat, kann sich die Zahl der aus einer diluvialen Lokalfauna Vertriebenen bis auf 32 % des Bestandes steigern. Der ganze Gau des niederschwäbischen Stufenlandes (das württembergische Muschelkalk-, Lettenkohle- und Keuperland) hat vom Ende des Hochterrassenschotters bis zur Gegenwart 50 Arten eingebüßt.

Aus der Zahl der erloschenen Arten eines fossilen Conchylienbestandes ist ein Schluß auf sein Alter nicht ohne weiteres zulässig. Nur bei völliger Übereinstimmung der äußeren Faktoren die für die Gestaltung zweier Lokalformen bestimmend gewesen sind, und bei einer absolut gleichen artlichen Zusammensetzung der Fauna wäre man berechtigt, aus einer größeren Anzahl erloschener Formen auf ein höheres Alter zu schließen. Ungleiche ökologische Verhältnisse und ungleiche Zusammensetzung führen zu ungleichem Tempo im Erlöschen, weil die Empfindlichkeit der Mollusken gegen die ihr Gedeihen bestimmenden Außengewalten sehr verschieden ist. Wenn die einen erliegen, vermögen die anderen allen Schwankungen standzuhalten. Namentlich sind es die Wassermollusken, die in ihrem thermisch ausgeglichenem Element den Oszillationen der Diluvialperiode viel besser widerstanden haben als die Landschnecken. Hier sind selbstverständlich die wärmebedürftigsten auch die empfindlichsten. So kommt es, daß eine präglaziale Süßwasserfauna von einer heutigen sich weit weniger unterscheidet als eine viel jüngere Kalktuffauna von einer rezenten.

2. Der Vorgang des Erlöschens.

Beobachtungen an der rezenten Molluskenfauna geben uns Aufschluß darüber, wie das Erlöschen sich abwickelt. Der Faunist unterscheidet bekanntlich zwischen gemeinen und seltenen Arten. Die Seltenheit bezieht sich entweder auf die Zahl der Stand-

download unter www.zobodat.at

orte innerhalb eines Faunenbezirkes oder auf die Zahl der Individuen an den einzelnen Standorten. Sind wir nun über die Verbreitung einer heute seltenen Art im Diluvium unterrichtet und läßt sich feststellen, daß die Verbreitung abgenommen hat, dann ist der Beweis geliefert, daß wir in dieser Art eine absterbende vor uns haben. Es fragt sich nur, ob es sich um eine Verminderung der Individuen oder der Standorte handelt. Ein gleichmäßiges Dahinsiechen ohne räumliche Einschränkung nennen wir die Verarmung. Sie betrifft vor allem die charakteristischen Schnecken der Lößformation, die wie Helix striata Müll., Buliminus tridens Müll. und Succinea oblonga Drap. einstens die trockenen Lößwiesen und -steppen bevölkerten. Neben der geringen Individuenzahl an den im ganzen nicht seltenen Standorten machen sich die verarmenden Arten noch auffällig durch die strenge Zurückgezogenheit in die Schlupfwinkel am Wurzelhals der Pflanzen und im lockeren Boden, aus dem sie kaum durch das wärmste und feuchteste Wetter hervorgelockt werden können. Leere Schalen verraten gewöhnlich den Standort; lebende Tiere sind kaum zu erlangen. Die Fortpflanzung scheint behindert zu sein und eine Vermehrung nicht stattzufinden.

Mit einer Verminderung der Individuenzahl wird der Prozeß des Erlöschens auf allen Stufen eingeleitet. Tritt ein lokales Absterben ein, wenn einzelne Standorte eingehen, dann entstehen Lücken in der Verbreitung, bald kleinere bald größere. So haben die beiden deutschen Daudebardien die ganze schwäbische Jura- und Triaslandschaft geräumt, die sie im Diluvium besetzt hatten.

Bei weiterem Eingehen von Standorten und einer räumlichen Beschränkung in der Verbreitung läßt sich dann auch eine gewisse Gesetzmäßigkeit erkennen, von welcher der Vorgang des Erlöschens beherrscht wird. Wir werden gewahr, daß eine Art in bestimmten, geographisch und geologisch differenzierten Gebieten ausgestorben — lokal erloschen — ist, in anderen aber besteht. Diese Beobachtung führt zu der Frage: Ist die Art hier, wo sie in der Gegenwart gedeiht, ursprünglich zu Hause oder ist sie erst im Laufe des Quartärs eingewandert? Mit anderen Worten: Hat das lokale Erlöschen auch eine Auswanderung, vielleicht einen Rückzug zur Folge? Es wird gewöhnlich so angesehen, und man spricht demgemäß von einer Abwanderung und von einem Rückzug, von Überbleibseln oder Relikten und von Zufluchtstätten

download unter www.zobodat.at

und Refugien. Dabei wird bei den letzteren auch auf die deutschen Mittelgebirge hingewiesen. Die geologischen Befunde geben uns aber keine Anhaltspunkte für die Annahme einer im Quartär erfolgten sekundären Einwanderung in die Bergländer. Es ist vielmehr sehr wahrscheinlich, daß die Mollusken dort am primären Standorte stehen und sich bis auf unsere Zeit erhalten haben, weil die äußeren Umstände ihnen treu geblieben sind. Mit einer nachfolgenden Einwanderung ist man aber da zu rechnen genötigt, wo während einer längeren quartären Periode eine Besiedelung nachweislich unmöglich gewesen ist, weil Schnee und Eis oder die von den Gletschern ausgehenden hydrographischen Zustände die Existenz einer Fauna unmöglich gemacht haben. In großem Maßstab trifft das für die Alpen und ihr Vorland und für die norddeutsche Tiefebene zu. Wenn weite Gebiete dort längere Zeit vereist gewesen sind, die jetzt ein hervorragendes Refugium bilden, so können sie erst im Postglazial von den eindringenden Zuwanderern aufgesucht worden sein.

Dieses Nachrücken in Gebiete, die nacheiszeitlich erst der Besiedelung sich geöffnet haben, ist zunächst als ein Rückzug in strategischem Sinne aufzufassen, als ein Aufgeben der durch die klimatischen Veränderungen unhaltbar gewordenen Außenposten und eine Konzentration auf Gebiete, wo die äußeren Zustände ein Standhalten ermöglichen. Ob es sich bei diesem von der Not aufgedrängten taktischen Verhalten zugleich auch um einen Rückzug in anderem Sinne, um ein Zurückgehen auf die Ausgangsbasis, um eine Rückkehr in die alte Heimat gehandelt hat, läßt sich kaum entscheiden. Die Fossilien geben hierfür zu wenig Anhaltspunkte. Wenn wir wissen, daß der Eiszeit eine wärmere Periode voranging und eine wärmere, die Gegenwart, nachfolgte, so wäre es nicht zu verwundern, wenn heute die Tierwelt wieder dieselben Gebiete einnähme, die sie vor dem Einbruch der Glazialperiode besetzt hatte. Ob der Vorstoß und der Rückzug je einmal oder, wenn mehrere Eiszeiten stattgefunden haben, mehrmals erfolgt ist, würde am Effekt nichts ändern.

Die Biologie rechnet damit, daß vor dem Einsetzen der Eiszeit die Arktis und das Hochgebirge der Alpen eine ihrem Klima entsprechende, eigentümliche Fauna besessen haben. Da begannen die Gletscher der skandinavischen Gebirge und der Alpen zu wachsen. Hinabsteigend in die Täler vereinigten sie sich zu ge-

download unter www.zobodat.at

waltigen, in der Ebene ausstrahlenden Eisströmen. Im Maximum der Vereisung waren Rußland bis über Kiew hinaus, ferner ganz Polen, Thüringen noch südwärts von Jena und Erfurt vom Eise bedeckt; die Alpengletscher waren weit in die schwäbisch-bayrische Hochebene hinausgeflossen. Die Tierwelt Skandinaviens, der sarmatischen und der norddeutschen Tiefebene, der Alpen und ihres Vorlandes mußte sich mit dem Verlust an Verbreitungsgebiet und der Änderung des Klimas abfinden. Sicherlich konnte sich, wenigstens in den Gebirgen mit ihren klimatisch differenzierten Hängen und Kanten, an südlich exponierten und geschützten Felsen und Abhängen die Vegetation und mit ihr die Kleintierwelt erhalten, wie wir es inmitten der alpinen Gletscherregion und in den Polarländern sehen, sodaß anpassungsfähige und wenig Wärme verlangende Mollusken an Ort und Stelle die Eiszeit überdauern konnten. Aber im großen und ganzen mußte, wie nordisches und alpines Eis und mit ihm nordisches und alpines Klima gegen die Ebenen in Nord- und Süddeutschland vorrückten, auch die Tierwelt dorthin sich ausbreiten, einerlei, ob sie in ihrer Heimat an Boden verlor oder nicht. Die Vereisung führte zu einer Wanderung nordischer und alpiner Mollusken gegen den eisfreien Gürtel Zentraleuropas. Dort, zwischen der Donau im Süden und den Sudeten, dem Erzgebirge und dem Thüringer Wald im Norden, wo sich die eiszeitlichen Schneegewässer nur in den Überschwemmungen innerhalb der Flußtäler (Schotter) bemerklich machten, trafen die alpinen Auswanderer mit den nordischen zusammen. Hier stießen sie aber auf die Reste der präglazalen, autochthonen Fauna, soweit diese widerstands- und anpassungsfähig genug gewesen war, dem eiszeitlichen Klima sich zu fügen. Aus den drei Elementen, den Resten der präglazialen Urfauna, den nordischen und den alpinen Eindringlingen entstand die quartäre — eiszeitliche — Mischfauna im eisfreien mittleren und südlichen Deutschland. Ihr wesentlichster Charakterzug ist hinsichtlich der Zusammensetzung der nordisch-alpine Einschlag; nach der biologischen Seite ist sie durch eine Vorliebe für tiefe Temperaturen gekennzeichnet.

Mit der Steigerung der Temperatur Zentraleuropas im Postglazial und dem Rückgang der Gletscher an ihren Ausgangspunkt wurde auch die eiszeitliche Mischfauna zum Verlassen ihrer Wohnsitze und zu erneuter Wanderung genötigt. Sie folgte dem Eise in die Alpen und in die nordischen Länder nach, wo wir

download unter www.zobodat.at

sie in der Gegenwart finden. Im eiszeitlichen Verbreitungsgebiet und auf dem Rückzugsweg hinterließ sie ihre Toten, eingebettet in die quartären Sedimente, und an geeigneten Örtlichkeiten ihre rezenten Relikte. Die Mischung der Fauna, die sich während des Glazials an der Donau und am Rhein, in Schwaben, Franken und Böhmen vollzogen hatte, mußte mit der Abwanderung nicht notwendigerweise wieder aufgehoben werden. Ohne Rücksicht auf die Urheimat konnten die Tiere unter der gesetzmäßigen Abhängigkeit von ihrer Umgebung dahin ziehen, wo sie die zuträglichen Verhältnisse auf dem kürzesten Wege fanden. So war die Möglichkeit zu einem gegenseitigen Austausch der Tierwelt zwischen dem Norden und den Alpen gegeben, und die auffallende Übereinstimmung der Faunen beider durch die Ostsee, das Tiefland und die Stufenländer getrennten Refugien, die um so größer wird, je näher wir sie kennen lernen, ist das Resultat der eiszeitlichen Mischung und der nacheiszeitlichen Abwanderung.

Wenn die Vorstellung über die Veränderungen in der einheimischen Tierwelt während des Quartärs, wie wir sie durch die biogeographischen Erwägungen gewonnen haben, richtig sein sollen, müssen die geologischen Befunde aus jener Periode und die rezenten Relikte damit übereinstimmen. Und in der Tat! Sie weisen beide unzweideutig daraufhin, daß wir in dem hinter uns liegenden Abschnitt der Erdgeschichte eine Periode gehabt haben müssen, die uns in größerem Umfang, als das heute der Fall ist, an niedere Temperaturen angepaßte und dabei stenotherme und hygrophile Bodentiere gebracht hat, die heute in großem Umfange die Alpen, die nördlichen und nordöstlichen Länder bewohnen. Ihre Überbleibsel bezeichnen wir mit Rücksicht auf ihre Urheimat, ihre heutige zusammenhängende Verbreitung und ihre geschichtliche Vergangenheit als nordisch-alpine Glazialrelikte. Patula ruderata Stud. und die kleinen Posten aus der Gattung Vertigo: alpestris Ald., substriata Jeffr., ronnebyensis Wstld., arctica Wllbg. sind hiebei zuerst zu nennen. Sie sind zunächst durch die räumliche Beschränkung auf einzelne, zerstreute Punkte charakterisiert und gelten deshalb als Seltenheiten in der Fauna. Die Lokalisierung und inselartig zersprengte Verbreitung ist aber nicht eine zufällige und regellose; es liegt vielmehr eine Gesetzmäßigkeit zugrunde, für welche ökologische Momente maßgebend sind.

download unter www.zobodat.at

Die Standorte der nordisch-alpinen Glazialrelikte liegen, soweit unser Gebiet in Betracht kommt, zumeist in den Mittelgebirgen und auf der den Alpen vorgelagerten Hochebene. Man ist versucht zu vermuten, daß die eine bestimmte niedere Temperatur garantierende Höhenlage den Ausschlag gegeben habe für den Rückzug der eiszeitlich auch in den Niederungen ausgebreiteten Tiere in die Gebirge und auf die Hochflächen. Diese Vermutung trifft aber nicht zu, weil die Tiere nicht etwa die Gipfel und die hochgelegenen Hänge aufsuchen, sondern die Schluchten und die Täler. Die an eine feuchte Umgebung gebundenen Schnecken können sich nicht weit vom Wasser entfernen, und als wärmescheue und dabei stenotherme Bürger der Glazialfauna würden sie an den von der Sonne beschienenen und von den Winden umbrausten Höhen und Abhängen den täglichen und jährlichen, großen Temperaturschwankungen erliegen; in den konstant kühl temperierten, feuchten und windgeschützten Schluchten und Tälern aber ist ihnen unter einer dicken Humus- und üppigen Pflanzendecke neben der Feuchtigkeit auch eine gleichmäßige Temperatur geboten. Für stenotherme Tiere aber ist die Konstanz der Temperatur die erste Bedingung für die Erhaltung.

Zu der Übereinstimmung in den Ansprüchen an den Standort tritt die Gleichartigkeit in der äußeren Erscheinung der relikten Schaltiere, die sich ohne Ausnahme durch eine geringe Größe und durch eine zarte, durchscheinende, entweder braune, erdfarbene oder glasartige, farblose Schale auszeichnen, den Kennzeichen der verborgen im Mulm, unter faulem Laub und Steinen oder in der Erde lebenden arktischen und alpinen Mollusken.

Mit den nordisch-alpinen Glazialrelikten sind die Überbleibsel aus einer niederschlagsreichen und durch eine hygrophile, wärmescheue, am Boden lebende Molluskenfauna charakterisierten Epoche keineswegs erschöpft. Wir stoßen in den quartären Aufschlüssen auf Vertreter der rings um Deutschland ausgebreiteten Fauna. Daß die sarmatische Tierwelt dem vordringenden Eise ausweichen mußte, ist oben schon angedeutet worden. Sie hinterließ mit Helix bidens Chemn. im Kalktuff von La Celle sous Moret bei Paris und mit Clausilia pumila (Zgl.) Rssm. in den Diluvialsanden des Rheintals den Beweis für ihr Vordringen nach dem Südwesten, der von der Vereisung weniger betroffen wurde als der Osten Europas. Obwohl

download unter www.zobodat.at

hygrophil, wärmescheu und terricol wie die nordisch-alpinen Relikte, bezogen sie nicht wie jene die Refugien in den Gebirgsschluchten, sondern, treu dem Charakter ihrer Heimat, nahmen sie von den feuchten Wäldern, den Moor- und Erlenbrüchen der Ebene und den offenen Tälern Besitz.

Auch für K.a r p a t h e n s c h n e c k e n und p o n t i s c h e Arten mag der Vorstoß des Eises nach Süden eine Veranlassung gewesen sein, nach Westen sich auszubreiten, zumal es sich bei ihnen nicht um Steppentiere, sondern um Gebirgs- und Waldbewohner handelt, die häufig dieselben Refugien mit den nordisch-alpinen Relikten bezogen haben.

Wenn es sich im bisherigen um Faunenbestandteile gehandelt hat, die an eine feuchte Umgebung und eine niedere Temperatur gebunden sind, daß der Annahme nichts im Wege steht, ihre ehemalige Verbreitung in Süd- und Mitteldeutschland und ihre teilweise Abwanderung sei im Anschluß an die Bewegungen des Eises erfolgt, so treten uns auch Mollusken t r o c k e n e r S t a n d o r t e entgegen. Vor allem sind die massenhaft auftretenden L ö ß s c h n e k k e n hervorzuheben. In ihren ökologischen Ansprüchen sowohl als in ihrer geschichtlichen Rolle tritt die Gruppe klar und geschlossen aus den übrigen heraus. Ihr Standort lag im offenen, der Sonne und dem Wind zugänglichen Gelände und war wohl vom Wasser beeinflußt, aber nur von Gräsern und niederen Krautpflanzen, keinesfalls von Gebüsch und Bäumen beschattet. Die Mollusken waren den Temperaturschwankungen ausgesetzt und im Gegensatz zu den bisher behandelten e u r y t h e r m e Tiere. Ihre rezenten Nachkommen sind darum auch nicht bei den Glazialrelikten in den engen Tälern und Schluchten der Gebirge zu suchen; sie haben sich vielmehr, soweit sie nicht an den alten Standorten in der Ebene unter kümmerlichen Verhältnissen auszuharren vermochten, an die Kämme und Kanten der Gebirge zurückgezogen (Pupa columella v. Mts = gredleri Cless.), wo sie an exponierten Punkten, versteckt an den Wurzelhälsen der niederen Kräuter und Gräser und im Felsenmulm, dem schroffen Witterungswechsel trotzen.

Von den o s t - u n d s ü d e u r o p ä i s c h e n Elementen, die einen hervorragenden Bruchteil der Diluvialfauna gebildet haben, ist der größere Teil aus Deutschland verschwunden. Die zurückge-

download unter www.zobodat.at

bliebenen Reste von Pomatias septemspiralis Raz., Pupa triplicata Stud., cupa Jan bevorzugen südlich exponierte, warme Standorte.

3. Die Abwanderung

der einst in Mittel- und Süddeutschland vereint gewesenen Mollusken stellt sich dar als ein mit einer völligen Räumung eines Teiles des früher besetzten Gebietes verbundener Rückzug auf eine geographische Linie, die in der Regel von einzelnen, zersprengten oder zu Inseln und Inselgruppen oder -ketten vereinigten Rückzugsposten gezeichnet wird. Richtung und Tempo der Abwanderung werden durch die Abhängigkeit der Tiere von ihrer Umgebung bestimmt. In kleinen Gruppen erfolgt sie nach allen Himmelsgegenden, wobei der Westen am wenigsten bevorzugt wird.

Am Rückzug nach Südwesten und Süden sind sowohl alpine als mediterrane Arten beteiligt. Für die letzteren bilden die Alpen nicht unter allen Umständen ein Hindernis. Für die wärmebedürftigen Felsenschnecken unter ihnen stellten die Kalkalpen die Verbindung mit dem Norden her: Pupa triplicata Stud., cupa Jan und claustralis Gredler gelangten nach Thüringen, Helix (Drepanostoma) nautiliformis Porro (Diessen in Hohenzollern, Streitberg in Franken) und Pomatias septemspiralis Raz. (Cannstatt bei Stuttgart) blieben in Süddeutschland stehen. Cyclostoma elegans Müll. aber hat die Alpen umgangen. Im Osten geht sie rezent bis in die Nähe von Wien, Babor hat sie sogar von Hohenfurth in Südböhmen konstatiert[1]. Nach derselben Quelle fand sie Fritsch im Pleistozän von Kostomlat bei Nimburg in Böhmen. Im Westen reicht die Art ins Rheintal, das sie zweimal nach Osten überschreitet: in der Schweiz und nördlich des Mains, wo sie bis ins Unstruttal gelangt. An den Grenzen scheint sie Schwankungen unterworfen zu sein, die sich im Diluvium (Steinmühle bei Veltheim im nördlichen Harzvorlande, Mosbach bei Wiesbaden) und im Alluvium (Mainz und Salem im südlichen Bad n) nachweisen lassen. Die auffallendste Erscheinung in der mediterranen Gruppe sind die Belgrandien. Ihr reiches Auftreten in Deutschland (Röpsen bei Gera, Weimar, Taubach, Bilzingsleben, Gräfentonna, Mühlhausen in Thüringen, Diessen, Dettingen, Cannstatt, Enzweihingen, Stein-

[1] Nachrichtsblatt Deutsch. Malakoz.-Ges. 1909, S. 156.

download unter www.zobodat.at

heim-Murr und Lauffen a. N. in Württemberg) und ihre weite Verbreitung (Winterhude bei Hamburg, in Dänemark und England) machen sie zu einem Leitfossil für das Diluvium, mit dem sie wieder verschwanden. Ihre gegenwärtige Heimat wird im südöstlichen Frankreich gesucht.

Von den alpinen Mollusken spielen gerade die charakteristischen Campylaeen keine Rolle im Diluvium. Zwar meint Goldfuß, der die Berichte über das subfossile Vorkommen von Campylaea ichthyomma Held bei Rudolstadt und Saalfeld zusammenstellt[1], daß die Möglichkeit eines Zusammenlebens dieser Schnecke mit diluvialen Tieren „nicht ausgeschlossen" sei. Aber es wäre doch höchst verwunderlich, warum dann diese, die schattigen und feuchten Alpentäler bewohnende, oft mit Zonites verticillus vergesellschaftete Felsenschnecke in den zahlreichen Kalktuffaufschlüssen fehlen sollte, und andererseits legt das eigentümliche Vorkommen der beiden anderen Campylaeen in Thüringen die Vermutung nahe, es seien Verschleppungen im Spiele. Es ist eine gewöhnliche Erscheinung, daß künstlich verpflanzte Arten sich rasch vermehren und ausbreiten um ebenso plötzlich wieder zu verlöschen.

Die subalpinen Mollusken mit ihrer Vorliebe für niedere Temperaturen und eine feuchte Umgebung nehmen in umfangreicher Weise teil an den quartären Verschiebungen. Zwei Bewohner feuchter und schattiger Felsen, Pupa dolium Drap. und Clausilia corynodes Held, haben sich vom Rheintal, wo sie bis in die Nähe von Wiesbaden gereicht hatten, in das südliche Baden zurückgezogen. Die busch- und baumbewohnende jurassische Helix silvatica Drap. soll sogar in die Nähe von Stuttgart und Weimar gelangt sein; die Angaben beruhen aber höchst wahrscheinlich auf falschen Bestimmungen. Für die wärmescheuen und feuchtigkeitsliebenden Glieder der glazialen Mischfauna bedurfte es keines Umweges um in die Alpen zu gelangen. Ihr Weg führte über die schwäbisch-bayrische Hochebene, wo die zerstreuten Nachhutposten (von Helix umbrosa Partsch, Pupa genesii Gredler und Valvata alpestris Küst.) stehen.

Ein hervorragendes Refugium für die Abwanderer aus Deutschland beginnt am Nordrand der Alpen ostwärts vom

[1] Binnenmollusken Mitteldeutschlands, Leipzig 1900, S. 119 f.

download unter www.zobodat.at

Inn. Dort stehen heute die charakteristischen Vertreter der diluvialen Molluskenfauna: Zonites verticillus Fér., Patula solaria Mke. und Pupa pagodula Desm. Der Zonites wurde bald als subangulosus Sdbg., bald als praecursor Weiß bezeichnet, bald mit dem verschollenen Z. acieformis Klein vereinigt, mit dem er möglicherweise durch Übergänge verbunden ist. (Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges. 1897, S. 685.) Die Grenze der Zoniten zog sich einst von Breslau (Paschwitz bei Canth) zum Nordfuß des Harzes (Schwanebeck) und in die Nähe von Paris. Die fossile Patula solaria läßt sich im Osten bis ins Quellgebiet des Dniesters im östlichen Galizien, nördlich bis Uichteritz bei Weißenfels a. S., Bilzingsleben bei Kindelbrück und Brüheim bei Gotha, westlich bis ins Elsaß verfolgen. Pupa pagodula kam bis Weißenfels und Weimar in Thüringen und an den obern Neckar in Hohenzollern.

Die ostalpinen und südosteuropäischen Arten hatten in großer Anzahl den Weg nach Mitteldeutschland gefunden. Süddeutschland war ihnen mit einer nachher zu besprechenden Ausnahme durch den Böhmerwald, der in ähnlicher Weise wie der Schwarzwald der Ausbreitung der Mollusken hinderlich ist und darum eine Grenzmauer bildet, und durch die naßkalte bayrische Hochebene versperrt. Thüringen und seine Nachbargebiete aber waren besetzt von Helix vindobonensis C. Pf. = austriaca Meg., banatica Partsch Rssm. (Osterode a. F. und Schwanebeck im nördlichen Harzvorlande, Weimar und Taubach, Gräfentonna bei Gotha), Clausilia interrupta C. Pf. (Brüheim bei Gotha), densestriata (Zgl.) Rssm. (Weimar und Brüheim), Lithoglyphus pyramidatus v. Mlldff. (Zeuchfeld westlich Weißenfels), Melanopsis acicularis Fér. (im Unstrutgebiet) und Corbicula fluminalis Müll. (in den diluvialen Terrassen der Saale, Unstrut und Ilm und bei Benkendorf im Mansfeldschen Hügellande). Die geringste Einschränkung hat Helix vindobonensis erfahren, insofern sie von Mühlhausen i. Thür., Brüheim und Burgtonna bei Gotha und Weimar an die Elbe bei Meißen und ins Triebischtal zurückging. Helix banatica müssen wir heute in Südungarn und in Siebenbürgen suchen, die beiden Clausilien in den österreichischen Alpen, den Melanopsis in Krain und Ungarn, den Lithoglyphus sogar in Kroatien und Bosnien. Alle aber hat, was die Wanderleistung bzw. den Verlust an Verbreitungsgebiet betrifft, Corbicula fluminalis übertroffen. Die kleine Muschel hat in mehreren Abschnitten des

download unter www.zobodat.at

Quartärs nach Großbritannien gereicht, war nach Nordfrankreich, Belgien und Dänemark vorgedrungen, und nach Sandberger[1] ist sie mit Mammutresten in einer Pleistozänbildung bei Omsk in Sibirien gefunden worden; jetzt aber ist sie aus Europa verschwunden und erscheint erst wieder in Westasien bis zum Nordende des Kaspisees und in den Nilländern. Sie gilt in Deutschland als ein Leitfossil für Interglazialablagerungen und als ein Zeuge für wärmeres Klima.

In den Sudeten stoßen feuchtigkeits- und schattenliebende Arten zusammen, die in unserem Gebiete zurückgegangen sind und die Verbindung mit ihrem Verbreitungszentrum durch die nördlichen und östlichen Grenzgebirge Böhmens herstellen. Pupa doliolum Brug. ist Südosteuropäerin; sie hat den Böhmerwald umgangen und ist vom Erzgebirge aus über den Jura nach Süddeutschland und einstens bis in die Nähe von Paris gekommen. Ihre heutige Verbreitung in unserer Heimat setzt sich aus einzelnen zersprengten Kolonien zusammen, zwischen denen erloschene Standorte liegen. Ähnlich verhält sich die pontische Clausilia filograna (Zgl.) Rssm. mit dem Unterschied, daß sie zwar auch das bayrisch-böhmische Grenzgebirge im Norden umgangen hat, aber auch in die schwäbisch-bayrische Hochebene, jedoch nicht in die bayrischen Alpen gelangt ist.

Die Karpathenschnecken, Helix vicina Rssm. und Clausilia tumida (Zgl.) Rssm., haben sich im Diluvium zwar weiter nach Westen erstreckt als in der Gegenwart; aber sie scheinen damals auch nur vereinzelte Posten innegehabt zu haben (H. vicina bei Burgtonna-Gotha und Streitberg in Franken, Cl. tumida Brüheim-Gotha). Die von Andreae aus dem Diluvialsand von Hangenbieten im Elsaß ertsmal genannte und später auch von Mosbach-Wiesbaden, Schönberg i. Odenwald und Brüheim-Gotha bekannt gewordene Vitrina Kochi Andreae soll lebend nur im Gostizbachtal bei Patschkau in Schlesien vorkommen, wo Jetschin sie entdeckt hat.

In der sarmatischen Gruppe mit nordöstlicher Rückzugsrichtung spielen die Wasserschnecken eine größere Rolle als bisher. Planorbis septemgyratus Rssm., rossmaessleri Auersw., sibiricus Dunker, riparius Wstld., Bythinia leachi Shepp. = ventricosa Gray, troscheli Küst. = inflata Hansén, Valvata macrostoma Steenb. und naticina Mke. kommen hiefür in Betracht. Aber leider macht die Unsicherheit in der Bestimmung die Verwertung der

[1] a. a. O. S. 735.

download unter www.zobodat.at

Angaben in der Literatur unmöglich. Die leicht kenntlichen Formen wie Pl. riparius und Valvata naticina sind vom Rheintal in die Mark Brandenburg und hinter die Oder zurückgegangen. Pl. sibiricus, fossil aus Schwaben und der Gegend von Magdeburg bekannt, soll nach Andreae in der Wüste Gobi, nach Westerlund in Sibirien leben. In Sibirien soll auch die in thüringischen und rheinischen Ablagerungen so häufige Vallonia tenuilabris Al. Brn. vorkommen[1]. Wesentlich klarer sehen wir bei Helix bidens Chemn. und Clausilia pumila (Zgl.) C. Pf. Übereinstimmend in ihren Ansprüchen an die Umgebung haben sie sich auf eine gemeinsame Grenze, die quer durch Deutschland von Hamburg nach Würzburg führt, zurückgezogen und Westdeutschland völlig geräumt.

Wenn man sich Nordeuropa zur Glazialzeit vorstellt als eine ununterbrochene Eiswüste bis zu der Endmoräne der Gletscher, dann muß man auch annehmen, daß die gesamte arktische Tierwelt entweder untergegangen oder ausgewandert und daß die heutige Fauna dieser weiten Gebiete erst im Postglazial wieder eingewandert und über den Polarkreis hinaus vorgedrungen ist. Aber schon oben wurde auf die Möglichkeit hingewiesen, daß der anpassungsfähige Teil der Mollusken an geschützten Stellen die Eiszeit in loco überdauern konnte. Und mit Recht weist Kobelt[2] auf die Gleichartigkeit der Molluskenfauna von Deutschland, England und Skandinavien hin, die „unmöglich durch Verschleppung über den Kanal und das Skagerrak oder Kattegat entstanden sein" könne. Dem ist hinzuzufügen, daß wir eine ziemliche Anzahl skandinavischer Arten (Acanthinula harpa Say, Pupa odontostoma Wstld., ovoidea Wstld., lilljeborgi Wstld., gravida Wstld., otostoma Wstld. u. a.) in den quartären Ablagerungen und in der Reliktenfauna des eisfrei gebliebenen Teiles von Deutschland und auch in den Interglazialbildungen Norddeutschlands vermissen. Wo haben diese die große Vereisung überstanden, wenn nicht innerhalb des vereisten Gebietes selbst? Dagegen haben die oben erwähnten nordisch-alpinen Glazialrelikte Patula ruderata, Pupa substriata und alpestris die Räumung Mittel- und Süddeutschlands noch nicht vollzogen.

---

[1] Sie dürfte uns übrigens näher sein. O. Boettger nennt (Nachrichtsblatt Deutsch. Malakoz. Ges. 1889 S. 123 und 1890 S. 164) Kungur im russ. Gouv. Perm und Lindholm (Ebenda 1901 S. 170) Nowyi Oskol im Gouv. Kursk.

[2] Studien z. Zoogeographie, Wiesbaden 1897, S. 154.

download unter www.zobodat.at

Unter den Fossilien des norddeutschen Quartärs spielt Paludina diluviana Kunth, die auch nach Thüringen hereingereicht hat, eine hervorragende Rolle. Sie kann als Schulbeispiel dafür dienen, welche Irrwege mitunter gegangen werden müssen, bis das naheliegende Ziel erreicht wird. Berendt[1] vereinigte sie 1863 mit Paludina lenta Brander aus dem englischen Obereocän; zwei Jahre später stellte sie Kunth[2] als neue Spezies unter ihrem obigen Namen auf; im Jahre 1870 machte Friedel[3], ein Kenner der rezenten Fauna der Mark Brandenburg, darauf aufmerksam, daß sie sich „entschieden unserer P. fasciata Müll. nähert", fand aber keinen Glauben damit. Sandberger[4] schrieb 1875: „eine näher verwandte europäische oder amerikanische Art kenne ich nicht, dagegen scheint mir nach Vergleichung von Originalexemplaren P. praerosa Gerstfeld vom Amur eine so große Ähnlichkeit zu besitzen, daß ich P. diluviana am liebsten mit ihr in dieselbe Gruppe stellen würde." Neumayr[5] glaubte dann Paludinen aus dem Sulina-Arm des Donaudeltas mit ihr verbinden zu können, so daß man geradezu von einer Auswanderung der Schnecke[6] von der Mark in die Nähe des Schwarzen Meeres sprach. Brusina[7] prüfte die Exemplare nach und sprach sich dahin aus, „daß sie von der märkischen P. diluviana ebenso verschieden sei, wie die fasciata der unteren Donau von der der Havel und Spree." Endlich stellte Kobelt[8] die westeuropäischen Paludinen zusammen und verglich sie mit diluviana, wozu ihm die Kgl. Preuß. Geol. Landesanstalt ihr reiches Material zur Verfügung gestellt hatte. Dabei ergab sich das verblüffende Resultat, daß P. diluviana ebensogut wie die lebende Vivipara (Paludina) fasciata Müll. „eine Reihe ganz verschiedener Lokalformen umfaßt", und daß Friedel ihre Stellung richtig erkannt hatte, weil sie „nichts anderes ist als die Diluvialform der V. fasciata und die Stammform oder eine der Stammformen der heute noch in dem nördlichen und nordöstlichen Preußen lebenden Lokalformen dieser Art." Unter dem Namen einer Vivipara penthica Servain

[1] Die Diluvialablagerungen der Mark Brandenburg usw., Berlin 1863, S. 56.
[2] Zeitschr. Deutsch. Geolog. Ges. Bd. 17, 1865.
[3] Nachrichtsblatt Deutsch. Malakoz. Ges. 1870, S. 180.
[4] Land- u. Süßwasser-Conchylien d. Vorwelt, Wiesbaden 1870—75, S. 838.
[5] Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges. Bd. 39, 1887, S. 606.
[6] Lethaea geognostica III. Tl. 2, Bd., 1. Abt., S. 261.
[7] Nachrichtsblatt Deutsch. Malakoz. Ges. 1907, S. 40—45.
[8] Wochenschrift f. Aquarien- u. Terrarienkunde, 4. Jahrg., Nr. 23 vom 4. Juni 1907.

download unter www.zobodat.at

leben die rezenten Nachkommen der P. diluviana in der Elbe unterhalb Hamburg.

Von den ozeanischen Arten Westeuropas ist Cionella tridens Pult. = menkeana C. Pf. im deutschen Quartär beteiligt. Sie hat sich aus Süddeutschland (Hangenbieten im Elsaß, Cannstatt am Neckar und Mosbach-Wiesbaden) über den Main zurückgezogen, wo sie sporadisch in der Rheinprovinz, Westfalen, Nassau, Thüringen und am Harz vorkommt. Ob Cionella schulziana Wüst von Brüheim-Gotha, Bilzingsleben-Kindelbrück und Osterode am Fallstein an eine südfranzösische Form sich anschließt, ist nach ihrem Autor noch fraglich. Ein weiterer Zusammenhang mit Westeuropa wurde durch den Rückgang von Unio kinkelini Haas, einer rheinischen und englischen Varietät von litoralis Lm., und Margaritana sinuata Lm. gelöst. In einer Abhandlung von Israël[1] wird nachgewiesen, daß die letztere noch „bis zum 15. Jahrhundert im Stromgebiet der Saale gelebt hat". In der stattlichen Muschel hätten wir demnach den letzten Verlust aus unserer Fauna zu bedauern. Man muß sie mit dem Unio in Frankreich, Spanien und Italien suchen.

Die Gesamtzahl der rezent nachweisbaren Abwanderer beläuft sich auf nahezu 65 Arten. Etwa halb so viele sind im Laufe des Quartärs völlig aus unserem Gesichtskreis verschwunden. Sie gelten für ausgestorben. Mitunter waren sie recht charakteristisch für ihre Zeit und ihre Umgebung. Wir nennen: Zonites acieformis Klein von Cannstatt, Patula alhardae Andreae von Hangenbieten, Mosbach und Schierstein, Helix raripila Sdbg. und terrena Cless. aus dem Löß, tonnensis Sdbg. aus den Kalktuffen von Burgtonna, Weimar, Taubach und Veltheim, canthensis Beyrich von Paschwitz und Hundsheim (Niederösterreich), Clausilia brüheimensis Hocker und Acme diluviana Hocker von Brüheim, Valvata andreaei Menzel aus den Terrassen der Saale, Unstrut und Leine (Südhannover), Pisidium astartoides Sdbg. aus den Sanden von Mauer, Hohensachsen (u. d. Bergstraße), Biebrich und Mosbach. Vielfach verdanken sie aber ihre Aufnahme in die Liste der Verschollenen nur dem Mangel am Kontakt zwischen Geologie und Faunistik. Bei genauem Zusehen dürfte die Mehrzahl unter anderen Namen in der rezenten Fauna wieder auftauchen, wie es mit Pupa columella = gredleri, parcedentat = genesii, Paludina diluviana = penthica gegangen ist.

[1] Dieser Jahresbericht 53/54 Seite 93—117.

download unter www.zobodat.at

4. Die Ursachen.

Die Fauna, die im Quartär durch Zuzug aus dem Norden und den Alpen ihr eigentümliches Gepräge erhalten hat, hat im Laufe des Quartärs sich auch wieder gewandelt und zeigt heute ein anderes Bild als im Diluvium. Die Ursachen der allmählichen, aber ununterbrochen sich fortziehenden Verschiebungen sind in der gesetzmäßigen Abhängigkeit der Tierwelt von den anorganischen Naturkräften der Umgebung, wie sie durch die Pflanzenwelt vermittelt wird, und in den Beziehungen der Tiere zueinander und zum Menschen zu suchen. Die Außenverhältnisse aber sind stets im Fluß, nirgends ist ein Stillstand. Ihr Wechsel bedingt die Veränderungen in der Fauna, die stets in derselben Abhängigkeit vom Milieu bleibt, wenn einzelne Bürger der Fauna oder ganze Gruppen auch nicht in demselben Maße empfindlich sind und in demselben Grade reagieren.

Sehen wir zu, nach welcher Seite hin sich die Abhängigkeit der Mollusken von der Umwelt zuerst äußert. In ihrem Feuchtigkeitsbedürfnis. Überschauen wir daneben die Liste der abgewanderten Arten, dann zeigt es sich, daß hygrophile Tiere in großer Zahl an der Abwanderung beteiligt sind, die xerophilen aber in verschwindender Minderheit. Ebenso verhält es sich mit den Standorten der Relikte, sie liegen für die große Mehrzahl in der Nähe des Wassers und müssen dort liegen. Und worin zeigt sich endlich trotz des Auseinandergehens nach den vier Himmelsrichtungen und eines scheinbaren Suchens nach Befriedigung abweichender Ansprüche dennoch eine Übereinstimmung? Wenn wir die äußerlich so verschiedenartigen Refugien in den subalpinen Regionen des Hochgebirges, in Osteuropa, den Karpathen, der sarmatischen Tiefebene, Skandinaviens und Westeuropas vergleichen, dann bleibt als einziges gemeinsames Charakteristikum ihr hoher Feuchtigkeitsgrad. Bei einer Gegenüberstellung der fossilen quartären Fauna und der rezenten ergibt sich als bemerkenswerteste Tatsache ein Minus an hygrophilen Mollusken für die letztere. Einstens reichten, nach den Befunden in den Kalktufflagern im Hintergrund der Mittelgebirgstäler und -schluchten, die Wassermollusken tief hinein in den Gebirgskörper. Wo sind dort heutzutage noch Wassermollusken in größerem Umfang zu finden? Selbst aus den oberen und mittleren Talregionen der Flüsse sind sie verschwunden. Die kleinen Quellseen und Teiche,

download unter www.zobodat.at

die Gräben, Tümpel und Altwasser sind eingegangen. Wir müssen schon in die Täler am Nordfuß der Alpen, etwa in das Salzkammergut, gehen, wo wir in den kleinen Bergseen das Zusammenleben der Limnaeen und Planorben mit den Bythinien und Valvaten beobachten können, das uns aus den Kalktuffen in ihrer heutigen Umgebung so fremdartig entgegentritt.

Zunächst soll die Frage, ob die Niederschläge im Laufe des Quartärs geringer geworden seien, völlig außer Betracht bleiben. Durch die Kultur wurde der Lauf des Wassers über die Erde hin „reguliert", in Wirklichkeit eingedämmt und in seinem Einfluß auf die Natur beschränkt. Ein großer Teil der Wälder ist verschwunden und mit ihnen ihr ganzer großer Einfluß auf die Niederschläge. Mit den Wäldern wurden der hygrophilen Tierwelt, vorab den waldfreundlichen Schnecken, die zuverlässigsten Standorte entzogen. Wie die Urwälder Germaniens in Nutzholzkulturen umgewandelt wurden, wurden die wilden Waldbäche und die kräftigen, freien, talbeherrschenden Ströme zu einem System von Abzugskanälen umgeschaffen, die das kulturfeindliche Naß dem Talboden entziehen. Die moderne Industrie scheut sich zuletzt nicht, das Lebenselement noch zu vergiften.

Die Ebenen Süd- und Mitteldeutschlands sind zu Kultursteppen geworden, in denen ab und zu noch ein Abkömmling der Lößfauna sein Dasein fristet. Die zerfurchten und zernagten Abhänge der Gebirge widerstanden länger den Umformungs- und Uniformierungsbestrebungen der Kultur zum Heil der ihnen anvertrauten Pflanzen- und Tierwelt. Sie konnten die alten Zustände am treuesten bewahren und zu natürlichen Schutzgebieten für ihre Pflegbefohlenen werden. In ähnlicher Weise konnte im seen- und sumpfreichen Alpenvorland oder in der norddeutschen Tiefebene die aquatile und hygrophile Fauna durch das Wasser selbst und seine klimatischen Einflüsse in Verbindung mit einer entsprechenden der kulturellen Umformung widerstrebenden Vegetation länger beschützt werden als in den Terrassenländern. Die systematische Entwässerung führt auch hier zu einer Einschränkung und Ausrottung der Fauna[1].

[1] So ist z. B. Hydrobia ventrosa Mont., ein uralter Bürger der deutschen Fauna, durch die Trockenlegung des salzigen Mansfelder Sees völlig aus dem Binnenlande verdrängt und auf die Küste beschränkt worden.

download unter www.zobodat.at

Suchen wir nach einem Gegenstück zum Rückgang der aquatilen und hygrophilen, dem Charakter der niederschlagsreichen Eiszeit angepaßten Tierwelt, so sei auf eine Molluskengruppe hingewiesen, die erst mit dem Beginn des letzten Quartärabschnittes, von der Zeit der jüngsten Kiese und Lößlager an, in Süd- und Mitteldeutschland sich auszubreiten begann. Es sind dies Buliminus detritus Müll., Helix ericetorum Müll. und obvia (Zgl.) Hartm. Sie kamen vom Süden, Westen und Osten und stimmen in der Vorliebe für trockene und warme Standorte überein, die sie befähigt, gerade die von den eiszeitlichen Abwanderern verlassenen Kultursteppen zu besetzen. An den Weinbergsmauern, an Ackerrändern, Weg- und Eisenbahnböschungen setzen sie sich fest, und eine staunenswerte Vermehrungskraft ermöglicht es ihnen, den Schädigungen zu trotzen, die eine neidische und rücksichtslose Kultur ihnen zufügt.

Die volkreichen Kolonien der modernen xerophilen Zuwanderer mitten im Wogenschlage des Kulturbetriebs im Gegensatz zu den individuenarmen Posten der hygrophilen Abwanderer in den geschützten Schluchten und Winkeln der Gebirge weisen aber darauf hin, daß die Kultur allein die Ursache der Verschiebungen nicht sein kann. Die Abziehenden scheinen in ihrem Lebensnerv getroffen zu sein; ihre Kraft ist gebrochen. Das Verschontwerden von der Kultur in ihren Schlupfwinkeln vermag nicht, den Erlöschungsprozeß zu verhindern. Die Anstürmenden aber erliegen den Anfeindungen der Kultur nicht und vermögen noch mit ihrer Hilfe (durch den Futterbau) sich auszubreiten. Hier muß noch ein Faktor wirksam sein, der das Erlöschen und das Vordringen gleichermaßen veranlaßt und befördert und den Wechsel zu einer dauernden Verschiebung werden läßt.

Die ohne Unterbrechung sich vollziehenden Veränderungen im Schutt- und Vegetationskleid der Erde vermögen tief in das Leben der Kleintierwelt einzugreifen. Die Felskanten der Gebirge bröckeln ab, die Abhänge verrutschen, die Wälder häufen sich mit Humus an, der Zutritt des Lichtes wird beschränkt, die Seen und Sümpfe verlanden auch ohne menschliches Zutun. Wer Gelegenheit hat, seine Sammelgebiete Jahrzehnte hindurch zu kontrollieren, weiß, wie rasch die Zustände sich ändern und wie einschneidend diese Veränderungen werden können. Trotzdem sind sie allein auch nicht imstande, ein lokales Erlöschen in dem Umfange herbeizuführen,

download unter www.zobodat.at

wie wir es kennen gelernt haben. Denn dem Zerstören hält ein Aufbau das Gleichgewicht; dem Verschwinden der Tiere an irgendeinem Punkt entspricht ein Auftauchen an einem andern. Es kommt zu einem Standortswechsel, aber nicht zu einer Abwanderung und zu keiner dauernden Verschiebung. Diese wird nicht durch Kultureingriffe und nicht durch eine Änderung der lokalen Außenbedingungen der Bewässerung und der Vegetation, sondern nur durch eine Änderung des Klimas herbeigeführt. Von ihr sind konstante Einwirkungen zu erwarten.

In der Beurteilung der Eiszeit als einer Periode reicher Niederschläge dürften alle Geologen einig sein, und es hätte keine Schwierigkeit, das Verschwinden der eiszeitlichen hygrophilen Mollusken mit einer Verminderung der atmosphärischen Niederschläge zu erklären. Tatsächlich liegen auch ihre Refugien in den regen- und schneereichen Gebirgen, vorzugsweise in den Alpen. Welchen klimatischen Eingriffen sind aber die eurythermen Arten der trockenen Standorte gewichen? Die Lößschnecken machen keine Schwierigkeit. Es sind, auch soweit sie dem äolischen Löß angehören, an dessen Fauna in diesem Zusammenhang zuerst gedacht werden muß, eigentümliche Standorts- (Anpassungs-) formen weit verbreiteter und variabler, vorwiegend hygrophiler Stammformen, die auf geeignetem Boden mit der entsprechenden Vegetation auch im eiszeitlichen Klima gedeihen konnten. Der Winter kam nicht für sie in Betracht, weil sie ihn unter allen Umständen verschliefen. Der Sommer mußte nur so lang und so warm sein, daß eine Fortpflanzung möglich war. Sie erfolgt heute für dieselben Arten in den Alpen noch bei 2400 m an der Schneegrenze. Die Trockenheit des Standorts, die sie voraussetzen, setzt nicht notwendigerweise auch trockene (oder warme) Sommer voraus; sie wird vielmehr von der Lage des Standortes, vom physikalischen Verhalten des Substrats und der entsprechenden Vegetation herbeigeführt. Die Lößschnecken lassen sich mit der Glazialfauna als besondere Fazies derselben vereinigen.

Ebenso ist es nicht unbedingt notwendig, für die pontischen Formen und die Karpathenschnecken ein wärmeres Klima anzunehmen, als es für den eisfreien Gürtel vorausgesetzt werden mag. Ihre Heimat spricht dafür, daß sie an ein kontinentales Klima angepaßt, gegen einen Temperaturwechsel also weniger empfindlich sind, also auch ein kühleres Klima ertragen konnten. Der

download unter www.zobodat.at

Umstand, daß sie heute in den süddeutschen Refugien mit den hygrophilen und wärmescheuen Arten, zum Teil geradezu mit nordisch-alpinen Relikten, vergesellschaftet sind, würde dafür sprechen, daß sie an ein warmes und trockenes Klima keine Ansprüche gemacht haben.

Mit der mediterranen Fauna und den Südosteuropäern dürfte es sich etwas anders verhalten. Zwar sind einzelne unter ihnen Höhenschnecken, die niedere Temperaturen ertragen und vielleicht der reicheren Niederschläge wegen auf trockene Standorte angewiesen sind. Aber wenn die Nordgrenze ihrer Verbreitung so weit nach Süden gerückt wurde, wie es bei einzelnen der Fall ist, dann ist die Vermutung nicht unbegründet, sie seien in Deutschland einer sommerlichen Temperaturabnahme erlegen. Es könnte dann zunächst an ein Klima gedacht werden, das nicht einseitig kühler und feuchter, sondern an Gegensätzen reicher gewesen wäre als das heutige. Es hätte einen kontinentalen Charakter getragen. Wir sind aber vorerst gar nicht genötigt anzunehmen, daß alle die oben angeführten Arten in ein und derselben Quaträrperiode sich bei uns versammelt hatten. Die Geologie rechnet mit bedeutenden Klimaschwankungen und wärmeren Perioden im Quartär, die alle auf die Zusammensetzung der Fauna eingewirkt haben, und die, was des Rätsels Lösung noch erschwert, auch alle in der nächsten oder in den nächsten Perioden ihre Relikte können hinterlassen haben, wie wir es heute noch gerade da sehen, wo sich Ablagerungen für die Zukunft vorbereiten, wie in den rezenten Kalktuffrevieren am Standort der Relikte aus vergangenen Zeiten. Hier könnte erst Klarheit geschaffen werden, wenn es gelänge, alle quartären Aufschlüsse der Zeitfolge nach zu ordnen und die ökologischen Voraussetzungen der fossilen Formen zu erforschen. Erst eine fleißige Einzelarbeit wird uns diesem Ziele näher bringen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jahresbericht der Gesellschaft von Freunden der Naturwissenschaften in Gera

Jahr/Year: 1912-1913

Band/Volume: 55-56

Autor(en)/Author(s): Geyer David

Artikel/Article: Ueber die im Laufe des Quartärs in Mittel- und Süddeutschland erloschenen Mollusken 88-111